BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 39 — N° 3, 1967, pp. 488-500.

TAXONOMIE NUMÉRIQUE DES NOTOTHENIIDAE (Poissons Perciformes)

Par J. C. HUREAU

Dans un précédent travail, j'ai abordé l'étude systématique de quelques espèces de la famille des Nototheniidae. Le problème s'est alors posé de savoir si la division générique actuellement admise pour cette famille est valable ou non ; en effet les deux principaux genres reconnus, *Notothenia* et *Trematomus*, ne peuvent être distingués valablement par aucun caractère (J. C. Hureau, 1966). De nombreux systématiciens se sont penchés sur le problème, encore irrésolu jusqu'à présent.

Il m'a donc semblé intéressant d'appliquer à cette famille deux nouvelles techniques de la Taxonomie numérique, suivant la méthode utilisée par J. Daget (1966), d'après les travaux de R. R. Sokal et ses collaborateurs. Cette étude portant sur treize espèces, quatre du genre *Trematomus* et neuf du genre *Notothenia*, permettra peut-être d'apporter quelque lumière sur la taxonomie des Nototheniidae.

Unités taxonomiques opérationnelles et codage des caractères.

Les unités taxonomiques opérationnelles, ou UTO, sont les groupes taxonomiques que l'on compare. Ce seront ici les 13 espèces étudiées :

UTO-1 = *Trematomus bernacchii* Boulenger
UTO-2 = *Trematomus hansoni* Boulenger
UTO-3 = *Trematomus loennbergii* Regan
UTO-4 = *Trematomus newnesi* Boulenger
UTO-5 = *Notothenia coriiceps neglecta* Nybelin
UTO-6 = *Notothenia coriiceps coriiceps* Richardson
UTO-7 = *Notothenia cyanobrancha* Richardson
UTO-8 = *Notothenia rossii* Richardson
UTO-9 = *Notothenia macrocephala* Günther
UTO-10 = *Notothenia acuta* Günther
UTO-11 = *Notothenia gibberifrons* Lonnberg
UTO-12 = *Notothenia brevipectoralis* Hureau
UTO-13 = *Notothenia squamifrons* Günther

D'autre part treize caractères distinctifs ont été choisis, les uns qualitatifs, les autres quantitatifs. Pour pouvoir les comparer, ces caractères sont codés en respectant les règles suivantes (J. Daget, 1966) :

1) Pour l'ensemble des UTO, les caractères envisagés se présentent au moins sous deux états, représentant deux stades différents d'évolution.

2) Les différents états sous lesquels se présentent les caractères peuvent être classés dans un ordre logique, celui des valeurs numériques dans le cas des caractères quantitatifs et celui d'une transformation progressive dans le cas des caractères qualitatifs.

3) Un sens peut être fixé à l'évolution, la valeur code zéro étant attribuée à l'état le plus primitif et les valeurs codes 1, 2, 3... étant attribuées aux états apparus successivement au cours de l'évolution des espèces.

Les 13 caractères distinctifs envisagés sont numérotés de 1 à 13 et le codage employé est le suivant :

Caratère 1 : nature des écailles. — Trois cas se présentent : ou bien les écailles sont cycloïdes (code 0) chez les UTO 5, 6, 8 et 9, ou bien elles sont cténoïdes (code 2) chez les UTO 1, 10, 11 et 12, ou bien les deux types précédents se rencontrent au sein d'une même espèces (code 1).

Caractère 2 : nombre de rayons à la 1re dorsale. — L'état le plus primitif correspond au nombre de rayons le plus faible. On distingue 4 états successifs codés de 0 à 3 :

État 0 : 3 à 6 rayons	UTO-5
État 1 : 4 à 6 rayons	UTO-1-6-7-8-9-13
État 2 : 5 à 8 rayons	UTO-2-3-4-10-12
État 3 : 7 à 8 rayons	UTO-11

Caractère 3 : nombre de rayons à la 2e dorsale. — L'état le plus primitif correspond au nombre de rayons le plus faible. On distingue 5 états successifs :

État 0 : 28 à 31 rayons	UTO-9-10
État 1 : 31 à 35 rayons	UTO-3-11
État 2 : 32 à 38 rayons	UTO-4-8-12
État 3 : 34 à 39 rayons	UTO-1-6-7-13
État 4 : 37 à 41 rayons	UTO-2-5

Caractère 4 : nombre de rayons à l'anale. — On distingue 5 états successifs classés dans l'ordre croissant des nombres de rayons :

État 0 : 23 à 25 rayons	UTO-9
État 1 : 26 à 29 rayons	UTO-6-8
État 2 : 28 à 32 rayons	UTO-5-7-10
État 3 : 31 à 35 rayons	UTO-1-3-11-12-13
État 4 : 32 à 36 rayons	UTO-2-4

Caractère 5 : nombre de rayons à la pectorale. — On distingue 6 états successifs :

État 0 : 16 à 17 rayons UTO-6-9
État 1 : 17 à 19 rayons UTO-5
État 2 : 19 à 22 rayons UTO-7-10
État 3 : 21 à 23 rayons UTO-8-11
État 4 : 22 à 26 rayons UTO-1-4-12-13
État 5 : 28 à 32 rayons UTO-2-3

Caractères 6 et 7 : nombre de vertèbres. — Les nombres de vertèbres sont classés par ordre croissant en 5 états successifs pour les vertèbres dorsales et en 6 états successifs pour les vertèbres caudales :

Vertèbres dorsales (caractère 6) :

État 0 : 14 à 16 vertèbres UTO-10-11
État 1 : 16 à 18 vertèbres UTO-7-13
État 2 : 17 à 19 vertèbres UTO-1-9-12
État 3 : 18 à 20 vertèbres UTO-4-6
État 4 : 19 à 22 vertèbres UTO-2-3-5-8

Vertèbres caudales (caractère 7) :

État 0 : 28 à 30 vertèbres UTO-9
État 1 : 30 à 32 vertèbres UTO-7-10
État 2 : 31 à 33 vertèbres UTO-6-8
État 3 : 32 à 35 vertèbres UTO-11-12
État 4 : 33 à 36 vertèbres UTO-1-3-4-5-13
État 5 : 35 à 37 vertbères UTO-2

Caractère 8 : grandeur des écailles. — Au cours de l'évolution les écailles sont devenues de plus en plus petites, c'est-à-dire de plus en plus nombreuses et leur nombre en ligne longitudinale rend compte de leur taille. 5 états successifs sont distingués :

État 0 : 50 à 60 écailles UTO-9
État 1 : 54 à 68 écailles UTO-5-6-8-10-11-13
État 2 : 60 à 70 écailles UTO-2-7-12
État 3 : 60 à 75 écailles UTO-1-3
État 4 : 68 à 86 écailles UTO-4

Caractère 9 : présence d'écailles sur l'occiput. — L'état le plus primitif codé 0 est représenté par les espèces dépouvues d'écailles sur l'occiput (UTO 4 à 9) ; l'état 1 comporte toutes les autres espèces dont l'occiput est écailleux.

Caractère 10 : largeur de l'espace interorbitaire. — Cette largeur est estimée par rapport à la longueur de la tête et l'état le plus primitif (codé 0) correspond à la plus grande largeur de l'espace interorbitaire c'est-à-dire au plus petit rapport longueur de la tête / espace interorbitaire. 7 états successifs sont distingués :

État 0 : rapport compris entre 2,5 et 3,7 UTO-8-9
État 1 : rapport compris entre 3,0 et 5,0 UTO-4-5-6
État 2 : rapport compris entre 5,0 et 6,5 UTO-7
État 3 : rapport compris entre 5,3 et 8,2 UTO-1-2-12
État 4 : rapport compris entre 6,0 et 10,0 UTO-3
État 5 : rapport compris entre 9,0 et 12,0 UTO-13
État 6 : rapport compris entre 12,0 et 16,0 UTO-10-11

Caractère 11 : allongement de la tête. — Les rapports entre les longueurs standard et les longueurs de la tête sont classés par ordre croissant en 5 états successifs :

État 0 : rapport compris entre 2,7 et 3,5 UTO-5-6
État 1 : rapport compris entre 3,0 et 3,5 UTO-1-10
État 2 : rapport compris entre 3,0 et 4,0 UTO-2-3-7
État 3 : rapport compris entre 3,2 et 3,8 UTO-8-9-11-12-13
État 4 : rapport compris entre 3,2 et 4,2 UTO-4

Caractère 12 : nombre de branchiospines. — Le plus faible nombre est considéré comme l'état le plus primitif :

État 0 : 8 à 11 branchiospines UTO-11
État 1 : 10 à 14 branchiospines UTO-3-5-6-7-8-9-10-12
État 2 : 13 à 16 branchiospines UTO-1-2-13
État 3 : 15 à 20 branchiospines UTO-4

Caractère 13 : présence d'écailles sur les joues et opercules. — 3 états successifs sont envisagés : l'état le plus primitif (codé 0) est représenté par des poissons ne possédant que quelques écailles en arrière de l'œil ; l'état 1 comprend les poissons dont la partie supérieure de l'opercule est écailleuse et l'état 2 dont les joues et les opercules sont totalement écailleux.

Toutes ces données sont groupées dans une matrice de valeurs codes à 13 lignes, une par caractère, et 13 colonnes, une par UTO. Dans deux colonnes supplémentaires, sont notés la moyenne et l'écart-type des valeurs codes inscrites dans chaque ligne.

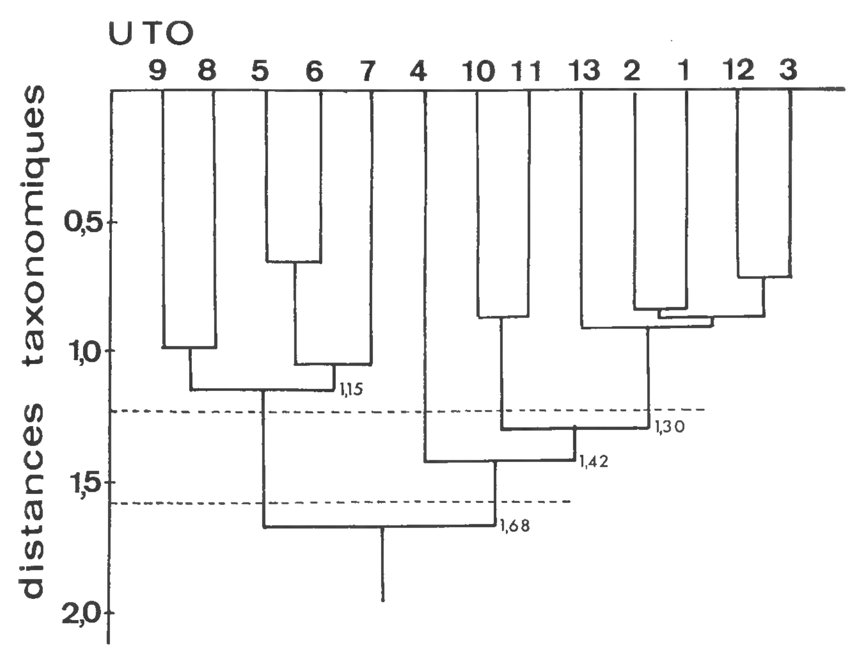
Un rapide examen de cette matrice (tableau I) montre que l'UTO-9 (*N. macrocephala*) est l'espèce la plus primitive des Nototheniidae étudiés, avec 8 zéros et un total de 8 seulement. Par contre les espèces les plus évoluées sont les quatre *Trematomus* (UTO-1 à 4) et les deux *Notothenia* (*N. brevipectoralis* et *N. squamifrons*) avec des totaux compris entre 30 et 37. Les autres UTO sont intermédiaires avec des totaux variant de 13 à 28.

Cependant pour obtenir des conclusions plus précises, il faut pouvoir comparer chaque UTO aux 12 autres. Il est alors nécessaire de considérer la matrice standardisée où chaque valeur code est remplacée par son écart à la moyenne de la ligne correspondante, divisé par l'écart-type. Cette matrice standardisée (tableau II) permet de calculer les distances taxonomiques qui séparent chaque UTO des 12 autres.

Tableau I. — Matrice des valeurs codes.

caractères	UTO 1	UTO 2	UTO 3	UTO 4	UTO 5	UTO 6	UTO 7	UTO 8	UTO 9	UTO 10	UTO 11	UTO 12	UTO 13	m	σ
1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	2	2	2	1	1,0	0,784
2	1	2	2	2	0	1	1	1	1	2	3	2	1	1,46	0,745
3	3	4	1	2	4	3	3	2	0	0	1	2	3	2,15	1,291
4	3	4	3	4	2	1	2	1	0	2	3	3	3	2,38	1,146
5	4	5	5	4	1	0	2	3	0	2	3	4	4	2,84	1,656
6	2	4	4	3	4	3	1	4	2	0	0	2	1	2,30	1,434
7	4	5	4	4	4	2	1	2	0	1	3	3	4	2,84	1,459
8	3	2	3	4	1	1	2	1	0	1	1	2	1	1,69	1,066
9	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0,53	0,497
10	3	3	4	1	1	1	2	0	0	6	6	3	5	2,69	2,014
11	1	2	2	4	0	0	2	3	3	1	3	3	3	2,07	1,206
12	2	2	1	3	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1,30	0,726
13	2	2	2	2	0	0	1	0	1	2	2	2	2	1,38	0,835
Total	31	37	33	34	18	13	19	18	8	21	28	30	31		

Les valeurs inscrites dans chaque colonne de la matrice standardisée représentent les coordonnées, dans un espace à 13 dimensions, des 13 points représentatifs des 13 UTO, selon 13 axes orthogonaux correspondant à chacun des 13 caractères. En joignant ces points 2 à 2, on obtient 13 (13 — 1) / 2 = 78 segments d'hyperdroites dont les longueurs sont faciles à calculer. Par exemple, le carré de la distance entre les points 1 et 2 est égal à la somme des carrés des différences entre les valeurs des colonnes 1 et 2 inscrites sur une même ligne. En divisant cette somme par 13, on obtiendra le carré de la distance taxonomique entre les UTO-1 et 2. Les calculs effectués, on aboutit à une matrice des distances taxonomiques à 13 lignes et 13 colonnes, symétrique par rapport à la diagonale qui ne comporte que des zéros (tableau III).



La figure 1 est établie à partir des distances taxonomiques. Les distances les plus faibles sont entre les UTO 5 et 6 (0,67) et les UTO 3 et 12 (0,72). Nous avons un premier groupe homogène de 5 UTO (UTO 1-2-3-12 et 13) et un deuxième groupe homogène de 5 UTO (UTO 5-6-7-8 et 9). Les trois autres UTO (4-10 et 11) sont plus proches du premier groupe que du deuxième. La figure 1 représente les relations taxonomiques entre les treize espèces de Nototheniidae étudiées. Le groupe des UTO 5 à 9 est à la distance moyenne 1,68 de l'ensemble des autres UTO. Les UTO 10 et 11 sont à une distance moyenne 1,30 du 1er groupe des 5 UTO (1-2-3-12-13), quant à l'UTO 4, il est à une distance de 1,42 de tous les précédents. Une ligne horizontale recoupe plusieurs branches du diagramme et il est logique d'attribuer la même valeur systématique à ces diverses branches.

Tableau II. — Matrice standardisée.

caractères	UTO 1	UTO 2	UTO 3	UTO 4	UTO 5	UTO 6	UTO 7	UTO 8	UTO 9	UTO 10	UTO 11	UTO 12	UTO 13	m	σ
1	1,275	0	0	0	— 1,275	— 1,275	0	— 1,275	— 1,275	1,275	1,275	1,275	0	0	1
2	— 0,617	0,725	0,725	0,725	— 1,960	— 0,617	— 0,617	— 0,617	— 0,617	0,725	2,067	0,725	— 0,617	0	1
3	0,658	1,432	— 0,890	— 0,116	1,432	0,658	0,658	— 0,116	— 1,665	— 1,665	— 0,890	— 0,116	0,658	0	1
4	0,541	1,413	+ 0,541	+ 1,413	— 0,331	— 1,204	— 0,331	— 1,204	— 2,076	— 0,331	+ 0,541	+ 0,541	0,541	0	1
5	0,700	1,304	1,304	0,700	— 1,111	— 1,714	— 0,507	0,096	— 1,714	— 0,507	0,096	0,700	0,700	0	1
6	— 0,209	1,185	1,185	0,488	1,185	0,482	— 0,906	1,185	— 0,209	— 1,603	— 1,603	— 0,209	— 0,906	0	1
7	0,795	1,480	0,795	0,795	0,795	— 0,575	— 1,261	— 0,575	— 1,946	— 1,261	0,109	0,109	0,795	0	1
8	1,228	0,290	1,228	2,166	— 0,647	— 0,647	0,290	— 0,647	— 1,585	— 0,647	— 0,647	0,290	— 0,647	0	1
9	0,935	0,935	0,935	— 1,076	— 1,076	— 1,076	— 1,076	— 1,076	— 1,076	0,935	0,935	0,935	0,935	0	1
10	0,154	0,154	0,650	— 0,839	— 0,839	— 0,839	— 0,342	— 1,335	— 1,335	1,643	1,643	0,154	1,147	0	1
11	— 0,887	— 0,058	— 0,058	1,600	— 1,716	— 1,716	— 0,058	0,771	0,771	— 0,887	0,771	0,771	0,771	0	1
12	0,964	0,964	— 0,413	2,341	— 0,413	— 0,413	— 0,413	— 0,413	— 0,413	— 0,413	— 1,790	— 0,413	0,964	0	1
13	0,742	0,742	0,742	0,742	— 1,652	— 1,652	— 0,455	— 1,652	— 0,455	0,742	0 ,742	0,742	0,742	0	1

Tableau III. — MATRICE DES DISTANCES TAXONOMIQUES.

	UTO 1	UTO 2	UTO 3	UTO 4	UTO 5	UTO 6	UTO 7	UTO 8	UTO 9	UTO 10	UTO 11	UTO 12	UTO 13
UTO 1	0												
UTO 2	0,84	0											
UTO 3	0,92	0,86	0										
UTO 4	1,21	1,14	1,23	0									
UTO 5	1,56	1,63	1,73	1,96	0								
UTO 6	1,63	1,77	1,72	1,98	0,67	0							
UTO 7	1,16	1,47	1,36	1,48	1,18	0,94	0						
UTO 8	1,62	1,61	1,47	1,64	1,06	0,91	0,97	0					
UTO 9	2,00	2,18	1,91	2,07	1,60	1,15	1,16	0,98	0				
UTO 10	1,34	1,72	1,34	1,94	2,01	1,69	1,25	1,78	1,60	0			
UTO 11	1,48	1,57	1,24	1,88	2,19	1,99	1,46	1,88	1,92	0,88	0		
UTO 12	0,80	0,94	0,72	1,24	1,76	1,67	1,07	1,44	1,73	1,05	0,86	0	
UTO 13	0,85	0,91	1,08	1,34	1,62	1,66	1,16	1,51	1,80	1,26	1,25	0,82	0

C'est ainsi que pour revenir au problème de la division générique des Nototheniidae, deux possibilités sont à envisager :

1) ou bien on trace une ligne horizontale entre les distances 1,42 et 1,68 et deux branches sont alors coupées : l'une conduit aux espèces 5-6-7-8 et 9 (*Notothenia* dont l'occiput est dépourvu d'écailles) qui formeraient un premier genre, l'autre conduit aux autres espèces (*Notothenia* à occiput écailleux et *Trematomus*) qui constitueraient un deuxième genre, les *Notothenia* à occiput écailleux devant alors changer de nom générique.

2) ou bien la ligne horizontale, tracée entre les distances 1,15 et 1,30, entraîne la division en 4 genres : le premier correspondrait encore aux *Nothothenia* à occiput sans écailles, le 2e ne contiendrait qu'une seule espèce *Trematomus newnesi*, le 3e serait formé par les deux espèces *N. acuta* et *N. gibberifrons*, enfin le 4e contiendrait les 3 *Trematomus* à occiput écailleux ainsi que *Notothenia squamifrons* et *N. brevipectoralis*.

La matrice des valeurs codes établie plus haut, permet de construire un autre type de diagramme, représentant le schéma possible le plus simple de l'évolution des 13 espèces de Nototheniidae, à partir d'une souche ancestrale commune qui aurait possédé les 13 caractères à l'état zéro.

Suivant la méthode utilisée par J. Daget (1966) il suffit de retirer une colonne ou de scinder la matrice en plusieurs matrices partielles de façon à obtenir un nombre de lignes sans zéro. Ces lignes sont alors recodées par soustraction d'une ou plusieurs unités à tous leurs éléments afin de faire apparaître au moins un zéro. Les lignes ne contenant que des zéros sont supprimées.

Sur le diagramme (fig. 2), chaque suppression de colonne ou fragmentation de matrice correspond à un point de branchement et les soustractions d'unités par recodage des lignes se traduisent sur les différentes branches par de petits traits transversaux inscrits au niveau des caractères considérés.

La matrice des valeurs codes sera scindée en deux matrices A et B (tableau IV). Dans la matrice A les lignes 1-2-4-5-7-8-10-11 et 13 sont recodées par soustraction de 1 ou 2 unités, la ligne 13 étant alors supprimée puisqu'elle ne contient que des zéros. La matrice A est elle-même divisée en 2 matrices C et D (tableau V). Après recodage, à la matrice C on enlève la colonne 13 et on la scinde en 2 matrices élémentaires E et F (tableau VI). Après avoir fait de même avec la matrice D (enlèvement de la colonne 4 et recodage dans la matrice G), on obtient pour tous les UTO 1 à 4 et 10 à 13 un schéma évolutif à partir d'une souche déjà séparée des 5 autres UTO qui constituent la matrice B. Celle-ci (matrice B) sera également divisée en matrices H, I et J (tableau VII).

Tableau IV.

Matrice A

caractères	UTO							
	1	2	3	4	10	11	12	13
1	1	0	0	0	1	1	1	0
2	0	1	1	1	1	2	1	0
3	3	4	1	2	0	1	2	3
4	1	2	1	2	0	1	1	1
5	2	3	3	2	0	1	2	2
6	2	4	4	3	0	0	2	1
7	3	4	3	3	0	2	2	3
8	2	1	2	3	0	0	1	0
9	1	1	1	0	1	1	1	1
10	2	2	3	0	5	5	2	4
11	0	1	1	3	0	2	2	2
12	2	2	1	3	1	0	1	2

Matrice B

caractères	UTO				
	5	6	7	8	9
1	0	0	1	0	0
2	0	1	1	1	1
3	4	3	3	2	0
4	2	1	2	1	0
5	1	0	2	3	0
6	3	2	0	3	1
7	4	2	1	2	0
8	1	1	2	1	0
10	1	1	2	0	0
11	0	0	2	3	3
13	0	0	1	0	1

Tableau V.

Matrice C

caractères	UTO				
	1	2	3	12	13
1	1	0	0	1	0
2	0	1	1	1	0
3	2	3	0	1	2
4	0	1	0	0	0
5	0	1	1	0	0
6	1	3	3	1	0
7	1	2	1	0	1
8	2	1	2	1	0
10	0	0	1	0	2
11	0	1	1	2	2
12	1	1	0	0	1

Matrice D

caractères	UTO		
	4	10	11
1	0	1	1
2	0	0	1
3	2	0	1
4	2	0	1
5	2	0	1
6	3	0	0
7	3	0	2
8	3	0	0
9	0	1	1
10	0	5	5
11	3	0	2
12	3	1	0

Tableau VI.

Matrice E

caractères	UTO 1	UTO 2
1	1	0
2	0	1
3	0	1
4	0	1
5	0	1
6	0	2
7	0	1
8	1	0
11	0	1

Matrice F

caractères	UTO 3	UTO 12
1	0	1
3	0	1
5	1	0
6	2	0
7	1	0
8	1	0
10	1	0
11	0	1

Matrice G

caractères	UTO 10	UTO 11
2	0	1
3	0	1
4	0	1
5	0	1
7	0	2
11	0	2
12	1	0

Tableau VII.

Matrice H

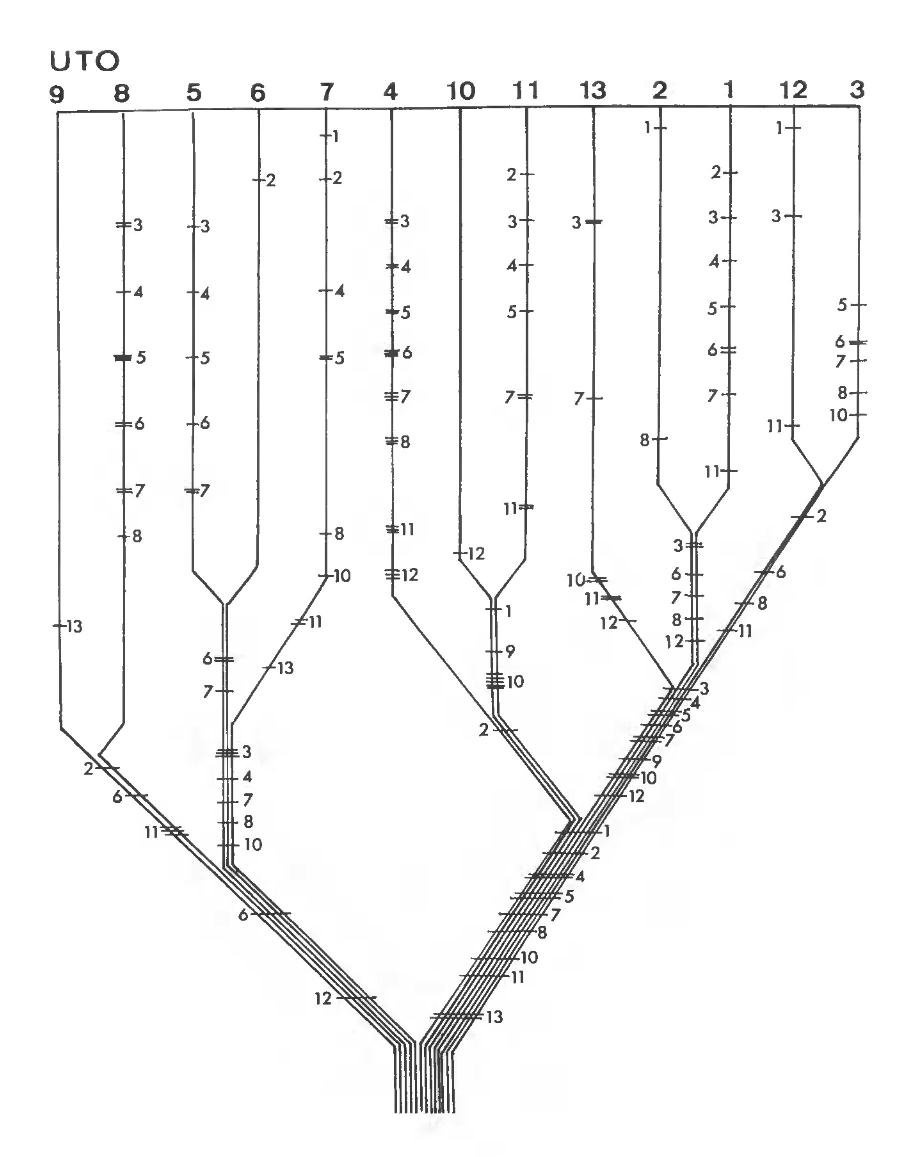
caractères	UTO 5	UTO 6	UTO 7
1	0	0	1
2	0	1	1
3	1	0	0
4	1	0	1
5	1	0	2
6	3	2	0
7	3	1	0
8	0	0	1
10	0	0	1
11	0	0	2
13	0	0	1

Matrice I

caractères	UTO 8	UTO 9
3	2	0
4	1	0
5	3	0
6	2	0
7	2	0
8	1	0
13	0	1

Matrice J

caractères	UTO 5	UTO 6
2	0	1
3	1	0
4	1	0
5	1	0
6	1	0
7	2	0



Les deux diagrammes des figures 1 et 2 se ressemblent beaucoup mais ne sont pas identiques car ils traduisent deux conceptions différentes des relations qui existent entre les 13 espèces étudiées.

Du point de vue du problème de la division générique de cet ensemble d'espèces de la famille des Nototheniidae, le deuxième diagramme suggère que la première solution envisagée plus haut serait la meilleure, à savoir que ces 13 espèces devraient être groupées en deux genres : l'un « *NototHenia* » réunissant les *Notothenia* à occiput dépourvu d'écailles, l'autre

« *Trematomus* » dans lequel seraient regroupés les *Trematomus* actuels et les *Notothenia* dont l'occiput est écailleux.

Ces deux diagrammes infirment le rapprochement que nous avions évoqué précédemment entre *Notothenia cyanobrancha* et les *Trematomus*, rapprochement uniquement dû à une convergence morphologique et biologique.

Il était intéressant de savoir ce que la taxonomie numérique pouvait apporter à la solution de ce délicat et difficile problème de la division générique des Nototheniidae.

Laboratoire de Zoologie
(Reptiles et Poissons) du Muséum.

RÉFÉRENCES

Camin, J. H. et R. R. Sokal, 1965. — A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, **19**, pp. 311-26, 4 fig.

Daget, J., 1966. — Taxonomie numérique des Citharininae (Poissons Characiformes). *Bull. Mus. Hist. nat.*, **38**, 4, pp. 376-86, 2 fig.

Hureau, J. C., 1967. — Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst. Océan. Monaco*, (sous presse).

Sokal, R. R., 1961. — Distance as a measure of Taxonomic similarity. *Syst. Zool.*, **10**, 2, pp. 70-9, 2 fig.

Sokal, R. R. et Sneath, P. H., 1963. — Principles of numerical taxonomy. W. H. Freeman and Co, San Francisco and London, 359 pp.